

### III. ГЕНЕТИКА ПОВЕДЕНИЯ

Л.А.Алексеевич

#### ПОЛУЧЕНИЕ РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО РЕАКТИВНОСТИ ЛИНИИ КУР

Кафедра генетики и селекции ЛГУ

Гибридологический анализ различающихся по особенностям нервной деятельности пород или специально выведенных линий до сих пор является основным методом изучения генетической детерминации свойств нервной деятельности животных. Селекция линий на разную степень выраженности нейробиологического признака безусловно предпочтительней, так как, во-первых, при определенной схеме селекции возможно создание конгенных линий, а во-вторых, уже в ходе селекции можно получить информацию о характере генетической детерминации признака. В отношении сельскохозяйственных животных селекция по параметрам нервной системы приобретает и практическую значимость, так как в условиях индустриализации животноводства адаптация животных к новым для них условиям должна идти как путем выработки системы рефлекторных реакций в онтогенезе, так и путем создания новых генетически детерминированных форм поведения.

В настоящее время работ в этой области немного. Проведена успешная селекция по оборонительному поведению цыплят (Беляев и Трут, 1963) и кур (Craig e.a., 1965). Получены линии кур, различающиеся по агрессивности (Siegel, 1965), и проведен генетический анализ этого признака (Cook, 1971). Селекция по поведению в ряде случаев привела к существенным изменениям реакции животных на факторы внешней среды, повлияла на их воспроизводительную функцию (Беляев и Трут, 1967; Abranar, 1962).

По предложению М.Е.Лобашева нами была проведена двусторонняя селекция по реактивности кур на изменение стереотипа.

Материал и методика. О реактивности судили по длительности откладки готового и снесенного яйца при переносе курицы из контрольного гнезда экипированного в экспериментальную установку с автоматической регистрацией времени снесения яйца. Материалом для селекции послужила популяция белых леггорнов, где были выявлены две четко различающиеся по длительности выдержки откладки яйца группы кур. Определение реактивности кур исходной популяции проводилось в трех последовательных поколениях (табл. 1). Результаты этих определений хорошо совпадают, сохраняется отмеченная гетерогенность при очень близких средних значениях: группа кур с

низкими показателями торможения (I) откладывает яйцо в среднем через 2,4-3,0 ч, а группа кур с высокими показателями торможения (II) - через 11,9-

Т а б л и ц а 1

Длительность откладки яйца при изменении стереотипа в трех поколениях популяции леггорнов (без отбора)

I группа		II группа	
<i>n</i>	$\bar{x} \pm m$	<i>n</i>	$\bar{x} \pm m$
32	2,8±0,29	20	13,2±0,77
20	2,4±0,18	9	11,9±0,77
46	3,0±0,21	29	12,0±0,44

13,2 ч после изменения стереотипа, причем соотношение этих двух групп во всех трех поколениях также хорошо повторяется: куры с низкими показателями торможения составляют 61-69% от общего количества кур. В 1962 г. были заложены линии кур на высокие (BT) и низкие (HT) показатели торможения яйцекладки. Поскольку изучаемый признак ограничен полом и может быть непосредственно определен только у кур, оценка петухов производилась по показателям реактивности их полных сестер, т.е. проводилась сиб-селекция. При закладке линий применялась одинаковая интенсивность отбора и одинаковый селекционный дифференциал для обоих направлений селекции.

Результаты и обсуждение. Эффективность однократного отбора и вычисленная по его результатам реализованная наследуемость оказались существенно (на порядок) различными в разных вариантах отбора (Алексеевич, 1967). Дивергенция линий произошла фактически за счет увеличения доли кур с низкими показателями торможения в линии HT. Девятикратный отбор на ослабление и усиление реактивности не привел к изменению средних показателей торможения, характерных для двух групп кур, выявленных в исходной популяции (табл. 2). Эффективность селекции проявилась только в измене-

Т а б л и ц а 2

Длительность откладки яйца при изменении стереотипа при отборе по реактивности

Поко- ление	Линия HT				Линия BT			
	I группа		II группа		I группа		II группа	
	<i>n</i>	$\bar{x} \pm m$	<i>n</i>	$\bar{x} \pm m$	<i>n</i>	$\bar{x} \pm m$	<i>n</i>	$\bar{x} \pm m$
F <sub>1</sub>	32	2,6±0,20	8	9,8±1,07	15	2,2±0,85	7	12,1±1,90
F <sub>2</sub>	78	2,1±0,13	11	11,7±0,79	42	2,4±0,18	13	12,9±1,64
F <sub>3</sub>	32	2,7±0,23	6	11,1±1,52	30	2,7±0,26	9	12,5±1,63
F <sub>5</sub>	9	2,1±0,30	2	7,4±0,74	6	3,4±0,57	10	11,7±0,30
F <sub>7</sub>	35	2,3±0,03	4	15,3±3,65	16	3,6±0,30	18	15,5±1,59

нии соотношения этих двух групп. Интересно отметить, что индивидуальная изменчивость при многократных (до 10 раз) повторных измерениях у одной и той же особи также носит скорее альтернативный, чем непрерывный характер. Максимальный эффект в линии HT по существу был достигнут в первом поколении отбора, тогда как селекция в противоположном направлении в течение трех поколений отбора оставалась безрезультатной. Более того,

в  $F_3$  наблюдался даже отрицательный ответ, противоположный направлению отбора. И в последующих поколениях хотя и происходит сдвиг в желаемую сторону, изменения эти не стабильны, иногда происходит возврат к исходному положению, наблюдаемому в родительской популяции. Асимметричный ответ на отбор при двусторонней непрерывной селекции - явление довольно часто встречающееся. Причины этого могут быть различными: неравная частота аллелей, действующих на признак в противоположных направлениях, направленное доминирование, сверхдоминирование и разноматрированность искусственного и естественного отбора.

Анализ семей показал, что в некоторых случаях наблюдается отрицательная корреляция между показателями реактивности родителей и потомков, что, по мнению З.С. Никоро (1965), при определенных условиях может иметь место в случае сверхдоминирования. Однако обращает на себя внимание тот факт, что в  $F_3$ , в линии ВТ число особей со слабой реакцией торможения значительно больше, чем можно было ожидать от скрещивания гетерозигот. Это можно объяснить двумя обстоятельствами. Возможно, что показатели торможения в опыте в ряде случаев определялись не генотипическими особенностями животных, а изменением их функционального состояния в момент опыта под влиянием неконтролируемых факторов. Но возможно, что гомозиготные по факторам сильной реакции торможения особи отличаются пониженной жизнеспособностью, т.е. естественный отбор противодействует искусственному. В этой связи интересно проанализировать результаты инкубации яиц в разных вариантах селекции (табл. 3).

Т а б л и ц а 3

Инкубационные качества яиц

Поко- ление, тип инбри- динга	Линия НТ				Линия ВТ			
	n	Оплодо- творен- ность, %	Выводи- мость от заложен- ных, %	Выводи- мость от оплодо- творен- ных, %	n	Оплодо- творен- ность, %	Выводи- мость от заложен- ных, %	Выводи- мость от оплодо- творен- ных, %
$F_1$ Умерен. Тесн.	151 69	96,0 91,1	74,8 52,2	77,9 57,1	96 49	86,5 65,3	60,4 34,7	69,9 53,1
$F_2$ Умерен.	155	93,6	76,8	82,1	97	89,7	71,1	79,3
$F_3$ Умерен. Тесн.	233 74	93,1 90,5	81,1 81,8	87,1 89,5	149 88	98,7 73,9	75,8 47,7	76,9 64,6
$F_4$ Умерен.	160	90,6	63,7	70,3	173	91,5	68,2	74,6
$F_5$ Умерен. Тесн.	71 52	87,3 90,4	64,8 69,2	74,2 76,6	69 59	85,6 75,6	71,0 66,1	83,0 88,6

Как видно из данных табл. 3, в первых поколениях отбора все показатели инкубационных качеств яиц выше у кур, отобранных по слабой реакции торможения. В случае тесного инбридинга (полные братья и сестры) в обеих линиях наблюдается значительное повышение эмбриональной смертности по сравнению с умеренным инбридингом. В  $F_1$  тесный инбридинг привел к существенному увеличению эмбриональной смертности в обеих линиях, что можно объяснить гомозиготизацией рецессивных леталей. Но уже в следующем поколе-

нии ( $F_3$ ), где был применен тесный инбридинг, в линии НТ смертность в варианте с тесным инбридингом очень незначительна и не отличается от таковой в варианте с умеренным инбридингом. В то же время в линии ВТ наблюдается резкое и достоверное снижение жизнеспособности эмбрионов и оплодотворяемости. Выводимость цыплят в этом случае менее 50%, а эмбриональная смертность 35,4%. Если вычесть из этой величины эмбриональную смертность в линии НТ при тесном инбридинге (10,5%), то специфическая гибель эмбрионов в линии ВТ составит 24,9%, т.е. создается впечатление, что выпадает генетический класс (в случае моногибридного скрещивания). Интересно, что именно в этом поколении отбора наблюдался отрицательный ответ на селекцию: доля кур с низкими показателями торможения увеличилась по сравнению с исходной популяцией. Начиная с  $F_4$  отбор в линии ВТ становится эффективным и эмбриональная смертность в линиях выравнивается. Следовательно, влияние отбора по высоким показателям торможения на жизнеспособность может быть обусловлено сцеплением определенной аллели с леталью, но не плейотропным эффектом. Разнонаправленность естественного и искусственного отбора может быть причиной асимметрии селекции на первых этапах. Анализ результатов скрещивания свидетельствует о том, что, возможно, имели место и другие причины. Схема скрещивания предусматривала возможные ошибки при оценке генотипов петухов, поэтому каждый самец скрещивался одновременно с самками своей линии и с самками из линии противоположного направления селекции, причем брались особи с обоими типами реакции: соответствующим и несоответствующим направлению отбора (табл. 4). У гибри-

Т а б л и ц а 4

Характер наследования реакции торможения  
яйцекладки

♂♂, линия	♀♀		$F_1$	
	линия	реакция	$n$	доля НТ
НТ	НТ	НТ	61	0,90
	ВТ	ВТ	62	0,81
	ВТ	НТ	12	0,92
ВТ	ВТ	ВТ	60	0,38
	НТ	НТ	110	0,61
	НТ	ВТ	21	0,67

дов выявлены два описанных типа реакции, однако реципрокные комбинации обнаруживают достоверные различия по проценту кур с низкими показателями задержки откладки яйца, при этом оказывается безразличным, какой тип реакции имела самка. Очевидно, существенную роль в определении исследуемого признака играют факторы, локализованные в половой хромосоме. Расщепление в  $F_1$ , где самцы брались из линии НТ, совпадает с таковым при чистолинейном разведении в потомстве тех же самцов. В реципрокном варианте расщепление в  $F_1$  не совпадает с расщеплением в потомстве тех же самцов при чистолинейном разведении. Интересно, что процент кур с низкими показателями торможения в этом случае оказывается таким же, как в исходной популяции и в первых поколениях отбора, однако и в этом случае тип реакции матери не оказывает влияния на результат скрещивания.

Для того чтобы максимально выровнять линии по всем аллелям, не влия-

лющим на изучаемый признак, в ходе селекции применялось скрещивание линий по определенной схеме с последующим отбором желаемого типа реакции в каждой линии. Это позволило провести анализ коррелятивной изменчивости, сопряженной с селекцией по реактивности. Результаты показали, что полученные линии различаются по некоторым физиологическим параметрам (Алексеевич и др., 1974) и признакам, имеющим практическое значение: обнаружены линейные различия по агрессивности и реакции на повышение плотности разведения (Алексеевич, Хорлоожав Туяннасан, 1971), по реакции на введение в рацион нетрадиционных источников питания - биомассы одноклеточных водорослей (Изучение..., 1974).

### В ы в о д ы

1. Реактивность кур, оцениваемая по длительности задержки откладки яйца при изменении стереотипа, наследственно детерминирована, о чем свидетельствует успешная двусторонняя селекция по показателям этой реакции. Обнаружено влияние половой хромосомы.

2. Характер изменчивости анализируемого признака, выявленный при изучении популяции, при повторном тестировании отдельных особей, в процессе длительной селекции и гибридологическим анализом, приближает его к качественным.

3. Селекция по реактивности привела к дивергенции линий по ряду признаков.

### Summary

Nine generations of bidirectional selection were made in population White Leghorn for reactivity on the change of environment (expressed in different delay period of oviposition). Differences in the reactivity between lines were observed after the first generation of selection. The response to selection was asymmetrical in different lines. Correlated responses were observed between the selected trait and some other behaviour characteristics.

## У к а з а т е л ь л и т е р а т у р ы

А л е к с е е в и ч Л.А. О наследуемости реакции торможения откладки яйца у кур. - В кн.: Исследования по генетике, № 3. Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 1967, с.19-22.

А л е к с е е в и ч Л.А., Х о р л о о ж а в Т у м э н н а с а н. Влияние генотипа и плотности размещения кур на их поведение и продуктивность. - В кн.: Исследования по генетике, № 4. Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 1971, с.61-66.

А л е к с е е в и ч Л.А., М а ц к е в и ч О.А., В а й д о А.И. О коррелятивной изменчивости параметров нервной деятельности кур при селекции по реактивности на изменение обстановки. - В кн.: Исследования по генетике, № 5. Л., Изд-во Ленингр. ун-та, 1974, с.3-7.

Б е л я е в Д.К., Т р у т Л.Н. Опыт селекции серебристо-черных лисиц по типу поведения и его значение для проблемы эволюционных преобразований воспроизводительной функции. - В кн.: Физиологические основы сложных форм поведения. М.-Л., 1963, с.13-14.

Б е л я е в Д.К., Т р у т Л.Н. Поведение и воспроизводительная функция животных. III. Значение селекции по поведению в реакции животных на некоторые сезонные факторы внешней среды. - Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, 1967, т. LXXII, вып.5, с.108-116.

И з у ч е н и е реакции кур разных линий на введение в рацион биомассы *Scenedesmus quadricauda*. - В кн.: Материалы VIII Всесоюзного совещ. по вопр. круговорота веществ в замкнутой системе на основе жизнедеятельности низших организмов. Киев, "Наукова думка", 1974, с.41-42. Авт.: Алексеевич Л.А., Верзилин Н.Н., Абакумова И.А., Мацкевич О.А.

Н и к о р о З.С. О некоторых случаях отрицательной генетической корреляции между родителем и потомком у крупного рогатого скота. - В кн.: Генетические основы селекции сельскохозяйственных животных. Изд-во СО АН СССР, 1965, с.7-35.

A b p l a n a l p H. Modification of selection limits for egg number. - "Genet.Res.", 1961, v.3, N 2, p.210-225.

C o o k W.T. Quantitative and qualitative genetic analyses of mating behaviour in chickens. - Diss. Abst. int. B., 1971, v.32, N 6, p.3201.

C r a i g I.V., O r t m a n L.L., G u h l A.M. Genetic selection for social dominance ability in chickens. - Anim. Behav., 1965, v.13, N 1, p.114-131.

S i e g e l P.B. Genetics of behaviour : selection for mating ability in chickens. - "Genetics", 1965, v.52, p.1269-1277.